Vestnik zoologii, **35**(2): 61–64, 2001

УДК 598.2 : 591.4 : 591.17

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ТАЗОВЫХ КОНЕЧНОСТЕЙ КАК ДВИЖИТЕЛЕЙ В ВОДНОЙ СРЕДЕ У ПТИЦ В РЯДУ АТМО–ГИДРОБИОНТЫ

Ю. Е. Мордвинов

Институт биологии южных морей НАН Украины, пр. Нахимова, 2, Севастополь, 99011 Украина
E-mail: ibss@ibss.iuf.net

Получено 22 апреля 1999

Функциональная морфология тазовых конечностей как движителей в водной среде у птиц в ряду атмо-гидробионты. Мордвинов Ю. Е. — На основании собранного морфологического материала по водоплавающим птицам разной систематической и экоморфологической принадлежности — *Rissa tridactila* (Linnaeus), *Larus ridibundus* Linnaeus, *Aptenodites patagonica* Miller, *Cepphus grulle* (Linnaeus), *Lunda cirrhata* (Pallas), *Uria aalge* (Pontopp.), *Phalacrocorax pelagicus* Pallas, *Gavia arctica* (Linnaeus), *Podiceps cristatus* (Linnaeus) — и киносъемки их плавания проанализирован морфогенез тазовых конечностей как движителей в водной среде. Установлено, что в процессе эволюции появились 2 линии развития: одна шла по пути совершенствования в качестве движителя в воде тазовых конечностей, другая — по пути реализации крыльев как основного органа пропульсии.

Ключевые слова: птицы, морфогенез, эволюция, экоморфа, копиальный движитель, атмобионты, ксеробионты, гидробионты.

Functional Morphology of the Pelvic Limbs as Water Propulsor of the Birds in Atmo-Hydrobiont Series. Mordvinov Yu. E. — Morphogenesis of the pelvic limbs as water propulsor was analyzed on the basis of collected morphological material of different water birds of different taxonomical position and ecomorphologically types: *Rissa tridactila* (Linnaeus), *Larus ridibundus* Linnaeus, *Aptenodites patagonica* Miller, *Cepphus grulle* (Linnaeus), *Lunda cirrhata* (Pallas), *Uria aalge* (Pontopp.), *Phalacrocorax pelagicus* Pallas, *Gavia arctica* (Linnaeus), *Podiceps cristatus* (Linnaeus) — and of filming of their swimming. It has been established, that two lines of propulsors development have appeared: first as improving of coxal legs in the water, second as using wings as main organ of propulsion.

Key words: birds, morphogenesis, evolution, ecomorpha, copial propulsor, atmobionts, xerobionts, hydrobionts.

Введение

Эволюция птиц как самостоятельной экоморфы шла по 3 направлениям: адаптации к жизни в воздухе (атмобионты), на земле (ксеробионты) и в воде (гидробионты). Последние подразделяются на нектоксеронные (менее приспособленные) и ксеронектонные (хорошо адаптированные) формы (Мордвинов, 1984). В литературе имеются сведения о морфофункциональных особенностях строения передних и задних конечностей атмо- и гидробионтов (Гладков, 1949; Бородулина, 1963; Мордвинов, 1984, 1989 и др.), однако не затронут вопрос квалификативной оценки наиболее общих показателей движителей в плане смены их функций, что не позволяет иметь четкое представление о морфогенезе конечностей птиц как органа пропульсии в той или иной среде. В связи с этим делается попытка проанализировать пути специализации тазовых конечностей как копиального движителя водной среды у птиц разной экоморфологической и систематической принадлежности. Для исследований необходимо было выбрать последовательный ряд видов с разной степенью адаптации в зависимости от экологической связи с той или иной средой обитания.

Материал и методы

Известно, что у птиц существует 2 типа движителя в водной среде, каждый из которых наложил определенный отпечаток на их внешнее и внутреннее строение. Из этого следует, что в изучаемый

ряд должны быть включены виды, использующие в качестве основного локомоторного органа в воде ноги, и птицы, у которых эту функцию выполняют крылья. В качестве ряда выбраны следующие виды птиц: из Lariformes — моевка (*Rissa tridactila*) и обыкновенная чайка (*Larus ridibundus*) — морские атмобионты; из Sphenisciformes — королевский пингвин (*Aptenodites patagonica*) — гидробионт — ксеронектонная экоморфа (Алеев, 1976). Три следующих вида — чистик (*Cepphus grulle*), топорок (*Lunda cirrhata*) и тонкоклювая кайра (*Uria aalge*) — относятся к Alciformes — морским птицам, близкородственным Laridae, но в значительно большей степени адаптированным к жизни в воде и овладевшими подводным полетом. Следующие 3 вида: берингийский баклан (*Phalacrocorax pelagicus*), чернозобая гагара (*Gavia arctica*) и чомга (*Podiceps cristatus*) — представители экоморфы, специализация которой, согласно имеющимся данным (Мордвинов, 1984), шла по пути совершенствования тазовых конечностей в качестве основного органа пропульсии в водной среде. Материал собран автором в экспедициях на Командорских о-вах (1974, 1988 гг.) и на зимовках птиц в районе г. Севастополя (1986, 1991 гг.). Морфометрия королевского пингвина выполнена на тушке, имеющейся в Севастопольском аквариуме. Произведены следующие измерения: длина тела по горизонтали от конца клюва до конца позвоночного столба (L, см), площадь лапы в расправленном положении ($S_л$, см^2), площадь миделя тела ($S_м$, см^2) находили по наибольшей высоте и ширине, площадь всей смоченной поверхности тела (S, см^2) определяли с помощью элементарных геометрических фигур, вырезанных из миллиметровой бумаги, которыми покрывали все тело птицы. Затем производили подсчет площадей этих фигур. Объем тела птицы (W, см^3) находили по объему воды, вытесненной телом; амплитуду гребка ноги (λ, см) определяли из кинограмм, для чего нами производилась киносъемка плавания птиц.

Важным показателем, с помощью которого оценивают гидродинамические качества формы тела животных, является величина приведенной удельной поверхности тела ($S_о$), рассчитываемая по формуле:

$$S_0 = \frac{\sqrt{S}}{\sqrt[3]{W}},$$

где S — площадь всей смоченной поверхности тела, W — его объем. Теоретически и экспериментально показано (Алеев, 1986), что $S_о$ определяется формой тела и не зависит от размеров, что свидетельствует о степени его компактности. Последнее физически понимается как уменьшение трения при малых числах $S_о$ и имеет важное значение при переходе от движения в менее плотной среде к движению в более плотной. Использование $S_о$ позволяет квалификативно описывать экоморфу, т. е. количественно оценивать отличия между разными экоморфами.

Результаты

В таблице 1 приведены данные морфологических особенностей строения тазовых конечностей и эффективность их в качестве движителей в водной среде, а также формы тела исследованных птиц.

Расположенные последовательно по мере уменьшения $S_о$ виды образуют экоморфологический генеральный ряд — от атмо- до гидробионтов. Представители хорошо летающих птиц — моевка, обыкновенная чайка — и хорошо плавающий пингвин по этому показателю находятся в противоположных краях ряда. Середину занимают виды, менее адаптированные к полету или к плаванию. Значения приведенной удельной поверхности у исследованных видов находятся в пределах 2,5–3,11, уменьшаясь от атмобионтов к гидробионтам в 1,2 раза. Оптимальные значения этих показателей имеют виды, хорошо ныряющие и долго пребывающие в толще воды.

Таблица 1. Морфометрия тазовых конечностей и тела изученных птиц

Table 1. Morphometry of the pelvik limbs and body of the birds

Вид	L	W	$S_о$	$S_л$	λ	$S_м$	V'	$S_л/S_м$
Rissa tridactila (L.)	32,0	400	3,11	24,4	26,0	49,7	1,58	0,50
Larus ridibundus L.	27,0	340	3,11	22,0	22,0	47,6	1,45	0,42
Phalacrocorax pelagicus Pall.	56,0	1400	2,73	75,6	37,0	81,5	2,30	0,94
Gavia arctica (L.)	60,5	1350	2,72	94,2	36,0	127,4	2,60	0,80
Podiceps cristatus (L.)	48,0	620	2,70	48,0	32,0	60,0	2,40	0,80
Cepphus grulle (L.)	31,5	350	2,60	28,0	13,0	38,5	1,04	0,62
Lunda cirrhata (Pall.)	33,0	700	2,55	43,4	18,0	66,9	0,86	0,63
Uria aalge (Pontopp.)	40,5	900	2,55	43,4	18,0	66,9	0,86	0,63
Aptenodites patagonica Miller	90,0	1100	2,52	110,0	20,0	314,6	0,29	0,35

При анализе движителей в качестве главных критериев их функциональной оценки использовали следующие показатели: объем выталкиваемой воды и сила упора движителя. Оба показателя взаимосвязаны с КПД через нагрузку. Чем больше скорость плавания птицы и площадь ее движителя, тем, при прочих равных условиях, меньше нагрузка, а, следовательно, больше КПД. Однако это справедливо в ограниченных пределах, так как излишнее увеличение площади движителя из-за повышения потерь на трение приводит к снижению КПД. Этот энергетический принцип, очевидно, лежит в основе формирования предельных значений площадей гребных поверхностей не только ног, но и крыльев. С помощью морфометрии нельзя напрямую оценивать гидродинамические качества движителя, поэтому мы использовали некоторые преобразования. Локомоторный цикл копиального движителя включает в себя 2 периода: первый — холостой ход — занос ноги вперед, второй — рабочий — формирование продвигающей силы за счет упора, создаваемого гребной поверхностью лапы при движении от переднего ее положения к заднему по эллипсовидной кривой. Обычно в локомоторном цикле такого движителя используется до 70% расстояния возможного маха ноги. Зная площадь конечности и ее маха, можно определить объем во- ды (Vr), обрабатываемый движителем за один локомоторный цикл. Соотношение этого объема воды к объему тела птицы (Vr=V/W), может быть использовано для количественной оценки эффективности работы органа пропульсии, в частности характеризовать размерные соотношения птицы и ее движителя. Наибольшие значения по этому показателю имеют гагара, чомга, баклан, наименьшее — пингвин (табл. 1). Чистиковые занимают промежуточное положение, образуя довольно компактную группу (0,86–1,04). Прослеживаются 2 линии развития тазовых конечностей птиц как движителя. Первая: чайки — чистиковые — пингвины. Для этой линии характерно постепенное уменьшение относительного объема выталкиваемой ногами воды и повышение роли крыльев в создании пропульсивной силы. От чаек к пингвину размерные соотношения ножного движителя уменьшаются в 7,1 раза. Вторая линия (чайки—чомга—баклан—гагара) характеризуется увеличением размеров движителя и более глубокой его специализацией.

Необходимо отметить важную особенность в функционировании движителя у разных видов. По способу использования задней пары конечностей в качестве основного органа локомоции в воде птицы делятся на 2 группы: к первой относятся виды, у которых лапы при движении располагаются непосредственно под корпусом и гребки производятся прямо назад в вертикальной плоскости (бакланы, змеешейки и др.); ко второй — птицы, которые совершают гребки в горизонтальной плоскости (поганки, гагары, нырковые утки, вероятно, вымершие гесперорнисы и др.). Механизм плавания у первой группы энергетически менее выгодный, чем у второй, поскольку при такой работе лап создается продольный вертикальный вращающий момент, ликвидация которого вынуждает птицу затрачивать дополнительную энергию. Ликвидируется этот момент чаще всего с помощью хвоста или хорошо подвижной шеи, использующихся в качестве вертикального руля, что, в свою очередь, ведет к снижению скорости плавания. Вертикальный момент при движении вторым способом не возникает, так как лапы совершают гребки в горизонтальной плоскости — плоскости приложения основных сил лобового сопротивления. В случае необходимости погружения или всплытия птицы с таким способом плавания могут регулировать направление движения конечностей. Это является одной из приспособительных особенностей работы движителя такого типа, и он свойственен видам в наибольшей степени адаптированным к плаванию под водой с высокими скоростями, например, таким, как поганки, гагары, отчасти нырковые утки.

Перейдем теперь от оценки движителей по относительному объему выталкиваемой воды к сравнению их с позиции создания пропульсивной силы и преодоления сопротивления движению птиц. Одним из важных показателей, оценивающих эффективность работы копиального движителя, является индекс гребной площади конечности $S_л/S_м$ — отношение площади лапы в расправленном положении к площади миделя тела, которая функционально связана с величиной гидродинамического сопротивления. Чем она меньше и соответственно больше площадь гребной поверхности движителя, тем выше эффективность последнего (табл. 1).

Можно проследить направление экоморфогенеза, обусловленного воздействием внешних сил, через формообразование корпуса и гребной поверхностью движителя. По мере перехода от атмо- к гидробионтам постепенно увеличивалась сила упора (рост $S_л/S_м$), направленная на преодоление сопротивления движению. На этом этапе экоморфогенез шел по одной линии. Когда соотношение пропульсивной силы движения и силы сопротивления плаванию достигло критического уровня ($S_л/S_м$=0,62), а суммарный размер гребной поверхности обеих ног превысил половину площади миделя тела, произошла бифуркация, приведшая к образованию 2 линий морфогенеза. Первая шла по пути использования крыльев как основного органа пропульсии в водной среде и постепенного ослабления функции тазовых конечностей в данном качестве, что привело к появлению более приспособленных к плаванию в воде ксеронектонных видов птиц, близких по своим гидродинамическим качествам к рыбам, дельфинам. У пингвинов $S_л/S_м$=0,37, что в 1,7 раза меньше, чем у чистиковых и даже в 1,3 раза меньше, чем у чаек. Вторая линия морфогенеза привела к дальнейшему совершенствованию ножного движителя. Относительные размеры гребной поверхности тазовых конечностей достигли своего наибольшего значения у бакланов ($S_л/S_м$=0,94) увеличившись по сравнению с чистиковыми в 1,49 и пингвинами — в 2,5 раза. При этом максимальные размеры площади гребных поверхностей обеих ног не превысили площадь миделя тела, что определяется условиями гидродинамической целесообразности. Интересно отметить, что такая же закономерность в развитии копиального движителя установлена у нектоксеронных и ксеронектонных млекопитающих (Мордвинов, 1984). У нектоксеронных видов, таких как нутрия (*Myocastor coypus*), ондатра (*Ondatra zibethica*), европейский бобр (*Castor fiber*), выхухоль (*Desmana moshata*), калан (*Enhydra lutris*) отношение $S_л/S_м$ соответственно составляет 37,6; 36,2; 40,0; 42,6; 79,0; в то время как у ксеронектонных представителей — каспийского (*Pusa caspica*) и гренландского (*Pagophoca groenlandica*) тюленей, — эти величины равны 88 и 90, т. е. так же, как у птиц, суммарная площадь гребной поверхности обеих ног не превышает площадь миделя тела.

Алеев Ю. Г. Нектон. — Киев : Наук. думка, 1976. — 392 с.

Алеев Ю. Г. Экоморфология. — Киев : Наук. думка, 1986. — 432 с.

Бородулина Т. Л. Морфологические приспособления птиц к водному образу жизни // Орнитология. — 1963. — **6**. — С. 456—460.

Гладков Н. А. Биологические основы полета птиц // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Отд. зоол. — 1949. — 248 с.

Мордвинов Ю. Е. Функциональная морфология плавания птиц и полуводных млекопитающих. — Киев : Наук. думка, 1984. — 167 с.

Мордвинов Ю. Е. Морфо-экологические особенности строения тазовых конечностей некоторых водоплавающих птиц // Экология моря. — 1989. — **31**. — С. 53—59.